M. L. Jolleaud, docteur ès sciences, est élu membre.

M. Trouessart fait part des difficultés qu'éprouve la ménagerie du Muséum à nourrir les animaux qu'elle renferme, spécialement les herbivores. On a proposé l'exécution des animaux, mais elle est contraire au règlement.

M. Petit dit qu'on devrait faire payer l'entrée de la ménagerie. M. Roule observe que la proposition en a été faite, mais que les Chambres ont refusé de la prendre en considération.

M. Petit aîné annonce que les Hirondelles ont apparu dans les environs de Paris du 15 au 18 avril et les Martinets le 29.

ÉTUDE SUR L'ÉVOLUTION DES ÉPHÉMÈRES

PAR

Aug. LAMEERE,

Professeur à l'Université de Bruxelles.

(1re PARTIE)

Dans un travail précédent (**9**), j'ai groupé dans l'ordre des Subulicornes, les Ephéméroptères et les Odonatoptères. Les Ephéméroptères me paraissent pouvoir être répartis en trois catégories : les Eubleptoïdes, les Spilaptéroïdes et les Ephéméroïdes.

Les Eubleptoïdes, formés des familles des *Metropatoridæ* du houiller inférieur et des *Eubleptidæ* du houiller moyen, familles classées parmi les Paléodictyoptères par Handlirsch (**8**), ont conservé le caractère archaïque d'avoir l'aile arrondie au bout et les rameaux du secteur de la radiale dirigés vers son extrémité en ligne à peu près droite.

Chez les Spilaptéroïdes, comprenant les *Spilapteridæ* et les *Megasecopteridæ*, du houiller moyen et du houiller supérieur, l'aile montre un angle apical, et les rameaux du secteur de la radiale sont courbés vers le bord postérieur.

Les Ephéméroïdes ont les mêmes caractères que les *Spilapteridæ*, mais ils offrent des secteurs intercalaires, leurs nervures

sont très fines, la médiane antérieure et la cubitale antérieure sont simples. Ce sont les vrais Ephémères. Il y a lieu d'en distinguer deux groupes : les Protéphéméroïdes et les Plectoptères.

I. — *PROTEPHEMEROIDES.*

Ces Insectes ne sont connus que du houiller supérieur de Commentry, et ils ont été décrits par Ch. Brongniart (**2**); leurs ailes, égales, étaient disposées à plat perpendiculairement au corps au repos, comme chez les Eubleptoïdes et les Spilaptéroïdes, et la médiane antérieure est indépendante de la radiale. Ils comprennent deux familles, les *Apopappidæ* et les *Triplosobidæ*.

1. — Famille APOPAPPIDÆ.

Je constitue cette famille pour l'*Apopappus Guernei* Ch. Brongn., dont Ch. Brongniart avait fait un *Spilaptera* et que Handlirsch, en créant avec raison le genre *Apopappus*, a laissé dans la famille des *Spilapteridæ*.

Nous n'en connaissons qu'une aile : celle-ci n'offre pas de secteurs intercalaires, mais la médiane antérieure et la cubitale antérieure sont simples, et, comme l'avait fait remarquer Ch. Brongniart, la nervation transversale contraste avec celle des *Spilapteridæ* par sa ténuité. De plus, il y a une particularité très originale que je crois pouvoir considérer comme le prélude de la formation d'un secteur intercalaire. Dans l'espace médian postérieur, par conséquent là où tous les Ephémères offrent un secteur intercalaire, le rameau postérieur de la branche antérieure de la médiane postérieure et le rameau antérieur de la branche postérieure s'anastomosent non loin de leur naissance en un point pour s'écarter l'un de l'autre ensuite. Il en résulte une disposition cruciforme très caractéristique dont l'on pourra bien juger dans la figure 3 de la planche xxxv de l'ouvrage de Ch. Brongniart sur les Insectes fossiles de Commentry.

N'aurions-nous pas là l'ébauche d'un secteur intercalaire d'Ephémère, c'est-à-dire d'une nervure longitudinale rattachée à deux nervures longitudinales voisines? Une telle nervure peut être évidemment considérée comme une nervure longitudinale ordinaire dont une seconde attache serait formée par une nervure transversale, mais ne pourrait-on pas y voir aussi le résultat de la confusion de deux nervures longitudinales

voisines en une seule? Je suis enclin à admettre cette hypothèse par la comparaison d'*Apopappus* avec *Triplosoba*, l'Ephémère de Commentry qui a des secteurs intercalaires. Chez *Triplosoba*, comme chez tous les Ephémères actuels, la seule nervure longitudinale qui se trouve entre les deux branches de la médiane postérieure est un secteur intercalaire, remplaçant les deux nervures d'*Apopappus*; de plus chez *Triplosoba*, il y a deux secteurs intercalaires dans l'espace sous-radial, et si l'on compte le nombre des rameaux du secteur de la radiale chez *Triplosoba*, l'on trouve, qu'il est précisément moindre de deux unités que chez *Apopappus*.

Ces considérations me font ranger *Apopappus* parmi les Protéphéméroïdes à titre de précurseur.

2. — Famille TRIPLOSOBIDÆ.

Le genre *Triplosoba* Handl. constitue à lui seul jusqu'ici cette famille. Il est fondé sur l'Insecte de Commentry que Ch. Brongniart avait appelé *Blanchardia pulchella*; la dénomination générique a dû être changée par Handlirsch pour cause de double emploi.

Cet Ephémère à ailes inférieures encore semblables aux ailes supérieures, a la tête et les yeux petits, les trois segments thoraciques encore égaux, l'abdomen terminé par trois filaments, les deux cerques et le cercoïde, prolongement du 11ᵉ tergite.

La conservation du fossile ne permet pas de dire si le prothorax avait conservé les ailerons des *Spilapteridæ* et l'abdomen les lames latérales que montrent encore certains Ephémères actuels, non seulement chez la larve, mais même à l'état parfait.

II. — *PLECTOPTERES.*

Nous utiliserons cette dénomination due à Packard, pour désigner tous les Ephéméroïdes que nous connaissons depuis le permien. Trois caractères importants les distinguent des Protéphéméroïdes : 1° le relèvement des ailes verticalement au repos comme chez les Rhopalocères; 2° la prédominance du mésothorax sur les autres segments thoraciques; 3° des différences dans la nervation.

La nervation nous montre un secteur intercalaire en plus dans l'espace sous-radial, et l'absence apparente de la médiane antérieure.

La nervure médiane des Plectoptères a l'air, en effet, d'être réduite à la médiane postérieure des Protéphéméroïdes avec le secteur intercalaire situé entre ses deux branches. Qu'est devenue la médiane antérieure? Je pense qu'elle est représentée par la nervure n° 5 d'Eaton (**5**) que tous les auteurs subséquents, suivant la nomenclature de Comstock et Needham (**3**), considèrent comme étant le dernier rameau du secteur de la radiale. Nous pouvons supposer que la médiane antérieure s'est, comme chez les *Megasecopteridæ*, accolée au secteur de la radiale, car elle se détache de celui-ci souvent bien près de la base de l'aile; de plus dans l'aile inférieure des Ephémères actuels, le plus souvent ce n'est pas du secteur, mais de la radiale même qu'elle prend naissance. Cette hypothèse expliquerait aussi pourquoi il y a une nervure longitudinale en plus, ce qui ne serait qu'une apparence, dans l'espace sous-radial.

Nous constatons dans les Plectoptères de nos jours l'atrophie des appendices buccaux chez l'adulte. A quel moment de l'évolution des Ephéméroïdes ce phénomène s'est-il présenté? Nous n'en savons absolument rien. Remarquons qu'il est en rapport avec la transformation du tube digestif en vessie aérostatique chez l'imago, particularité qui permet à celui-ci ce vol pendulaire si caractéristique qui précède l'accouplement aérien, mais qui exclut toute alimentation. Le remplissage de l'entéron par de l'air a eu chez l'Ephémère encore d'autres conséquences; il est probable qu'il n'est pas étranger historiquement à l'extraordinaire simplification des organes génitaux qui permet une accélération de la ponte. Enfin je pense qu'une dernière singularité que présentent les Ephémères est encore liée à la transformation initiale de l'organisme en ballon : c'est le dédoublement de la phase ailée en subimago et imago.

L'on sait, en effet, que l'Ephémère s'envole en sortant de la larve qui est venue à la surface de l'eau, et que cette mue n'est pas la dernière : par un phénomène unique parmi les Insectes, la subimago se dépouillera encore de la partie périphérique de son exosquelette pour donner l'imago définitive à téguments exceptionnellement minces, à ailes extrêmement légères, diaphanes et glabres. L'on a cherché à expliquer cette particularité originale en y voyant le rappel d'un temps où les Insectes ailés auraient encore mué à l'état adulte, mais cette hypothèse paraît bien invraisemblable. Il ne s'agit pas, en effet, d'une véritable mue, de l'abandon d'une exuvie devenue trop étroite après une certaine période de croissance : il s'agit de la simple et rapide délamination d'une enveloppe chitineuse épaisse et lourde se

dédoublant en une écorce inutile qui est rejetée, et en un tégument définitif réduit à la plus grande minceur possible. Ce phénomène a pour résultat d'augmenter la légèreté de l'Insecte et de donner le maximum d'effet utile à la transformation du tube digestif en appareil aérostatique ; d'autre part, la faiblesse du squelette et la fragilité des ailes ne sont point devenues un désavantage, la vie imaginale étant réduite à un minimum de durée.

Remarquons que chez *Palingenia*, type d'Ephémère actuel très évolué, il n'y a plus de mue de la subimago : celle-ci subsiste telle quelle, mais dans ce genre, le vol pendulaire nuptial n'existe pas, et nous constatons un mode nouveau d'accouplement, se faisant à la surface de l'eau (CORNELIUS, **4**).

C'est la subimago et non l'imago de l'Ephémère qui ressemble aux Spilaptéroïdes ancestraux, si l'on compare la texture et l'ornementation des ailes; c'est la subimago qui correspond à l'imago des autres Insectes : l'imago de l'Ephémère est une imago ordinaire décortiquée et rendue plus légère.

Or, *Apopappus* et *Triplosoba* par la minceur de leurs ailes, attestée par la finesse des nervures, contrastent avec les Spilaptéroïdes de la même manière que l'imago d'un Ephémère actuel contraste avec la subimago; il est donc probable que les Protéphéméroïdes avaient déjà acquis une partie au moins des particularités si originales des Plectoptères, remplissage de l'entéron de l'adulte par de l'air, atrophie des appendices buccaux, dédoublement du stade imago en subimago et imago éphémère.

La brièveté de la vie des Ephémères à l'état adulte n'a rien d'extraordinaire, et il n'y a pas lieu d'invoquer pour l'expliquer l'hypothèse de PALMÉN (**12**) de la compression du cœur par l'entéron gonflé d'air; tous les Insectes meurent après l'expulsion de leurs produits génitaux : chez l'Ephémère cette expulsion se fait avec une grande rapidité, les glandes sexuelles étant déjà complètement mûres dans les derniers temps de la vie de la larve.

Nous répartirons les Plectoptères en cinq familles, les *Protereismidæ*, les *Mesephemeridæ*, les *Paedephemeridæ*, les *Ephemeridæ* et les *Prosopistomidæ*.

1. — Famille PROTEREISMIDÆ.

SELLARDS (**14**) a décrit du permien des Etats-Unis plusieurs genres d'Ephémères qu'il a réunis en une famille des *Protereismephemeridæ*, nom auquel je crois devoir substituer celui de

Protereismidæ, emprunté au genre principal. Ces Insectes offrent les caractères des Plectoptères, mais ils diffèrent de tous les Ephémères actuels par les ailes qui ont conservé la forme et les dimensions de celles des Protéphéméroïdes : les ailes, tout en étant déjà relevées au repos, étaient oblongues, sans angle anal, les inférieures ne différant pas encore des supérieures; la médiane antérieure se détache du secteur de la radiale, et l'espace sous-radial compte trois secteurs intercalaires.

Il est à remarquer que ceux d'entre ces fossiles qui sont suffisamment bien conservés ne montrent pas de cercoïde, alors que celui-ci est présent chez *Triplosoba*; nous ne devons pas nous étonner de cette particularité : chez les Ephémères actuels, le cercoïde est toujours présent dans les larves, au moins pendant une bonne partie de leur existence (il peut manquer dans les premiers stades, et il peut disparaître dans la larve âgée), mais il peut être absent chez l'adulte et cela dans divers groupes, notamment dans des types qui ayant conservé cinq articles à tous les tarses doivent être considérés comme très primitifs (*Siphlurus*), et aussi chez des formes évidemment très évoluées (*Palingenia*).

Des larves d'Ephémères du permien ont été décrites; elles constituent le genre *Phthartus* Handl., et elles proviennent du permien inférieur de la Russie.

Ces larves offrent *neuf* paires de branchies trachéennes, situées sur les côtés des neuf premiers segments abdominaux, alors qu'il n'y en a plus que sept paires au maximum chez les Ephémères actuels.

Les branchies des *Phthartus* sont des plus remarquables : elles ont la forme de lamelles simples, étroites et ciliées, c'est-à-dire qu'elles diffèrent des branchies de tous les types modernes, mais qu'elles réalisent d'une manière permanente la structure qu'offrent les branchies chez les très jeunes larves de *Cloëon* ou d'*Heptagenia* avant que ces organes aient acquis leurs complications définitives.

La différence absolue d'aspect de ces branchies primitives avec les rudiments des ailes vient confirmer l'opinion admise aujourd'hui de l'inanité de la vieille hypothèse d'Oken que les ailes seraient homodynames aux branchies trachéennes. L'on sait, en effet, que les ailes sont des apophyses tergales, et qu'elles renferment deux troncs trachéens indépendants, tandis que les branchies trachéennes d'Ephémères ne montrent qu'une

seule trachée, et qu'elles sont vraisemblablement des exopodites abdominaux, homologues aux styles des Thysanoures.

Nous voyons encore dans les larves de *Phthartus* une autre particularité intéressante : les cerques, qui sont courts, sont ciliés de part et d'autre, comme le cercoïde. Par analogie avec les larves des Ephémères actuels, nous pouvons en conclure que les larves de *Phthartus* étaient rampantes et non nageuses; leur conformation générale montre d'ailleurs que ces larves n'étaient point fouisseuses.

Il nous est évidemment permis d'admettre que les *Phthartus* sont des larves de *Protereismidæ* : aux caractères archaïques des adultes de cette famille de Plectoptères vient donc s'ajouter la présence de neuf paires de branchies d'organisation primitive chez les larves, et l'allure rampante de celles-ci.

Des larves d'Ephémères à neuf paires de branchies trachéennes sont aussi connues du jurassique moyen (Dogger) de la Sibérie; elles constituent le genre *Mesobaëtis* Brauer, Redtb., Ganglb., et Handlirsch les considère comme très voisines des *Phthartus*. Ce sont donc peut-être aussi des larves de *Protereismidæ*, à moins qu'elles n'appartiennent à la famille suivante.

2. — Famille MESEPHEMERIDÆ.

Dans les schistes lithographiques du jurassique supérieur de la Bavière (Malm) ont été rencontrés trois genres de Plectoptères adultes, appartenant à trois familles très distinctes, *Mesephemera* Handl., *Paedephemera* Handl. et *Hexagenites* Scudd. Nous ne connaissons aucune larve provenant de ce terrain, mais deux types de larves, d'ailleurs assez différents, *Ephemeropsis* Eichw. et *Phacelobranchus* Handl. ont été trouvés dans le Malm de la Sibérie, et peuvent être considérés par conséquent comme à peu près contemporains des imagos de Solenhofen.

Mesephemera, dont nous formons la famille des *Mesephemeridæ*, ressemble encore aux *Protereismidæ* et constitue évidemment un terme de transition vers les autres Plectoptères : l'aile inférieure n'est pas encore rapetissée, et elle a conservé sa forme primitive, mais l'aile supérieure a déjà commencé à prendre une forme plus triangulaire. Sa nervation n'est malheureusement pas connue dans les détails, mais le champ anal des ailes supérieures semble être resté primitif.

C'est peut-être à cette famille qu'il faut rattacher les deux larves provenant du Malm de la Sibérie, car elles offrent des caractères intermédiaires entre ceux des larves des *Protereismidæ* et ceux des larves des Ephémères actuels. Elles ont *huit* paires de branchies trachéennes situées latéralement sur les huit premiers segments abdominaux. Dans le genre *Ephemeropsis*, les branchies sont comparables à celles des *Phthartus*, tout en étant plus allongées, et la larve devait avoir aussi des habitudes rampantes, tandis que dans le genre *Phacelobranchus*, les branchies sont déjà plus compliquées : elles paraissent lamelleuses et doubles, sans qu'il soit possible malheureusement de débrouiller leur véritable structure; en outre, chez *Phacelobranchus*, les cerques et le cercoïde sont longuement ciliés, mais les cerques ne le sont que du côté interne : la larve devait donc être nageuse.

Toutes les larves des Ephémères actuels offrent au maximum sept paires de branchies trachéennes, c'est-à-dire qu'elles ne possèdent plus les branchies du 9e segment abdominal des larves des *Protereismidæ* du permien et du jurassique moyen, ni les branchies du 8e segment abdominal des larves que nous attribuons aux *Mesephemeridæ* du jurassique supérieur.

Il s'est donc produit dans l'évolution des larves de Plectoptères une réduction dans le nombre des branchies trachéennes en arrière du corps : à cette diminution de la surface respiratoire, il faut une compensation, et nous trouvons en effet cette compensation. Les branchies des larves des *Mesephemeridæ* du genre *Ephemeropsis* sont restées linéaires, mais elles sont notablement plus longues que celles des larves des *Protereismidæ* à neuf paires de branchies, et celles du genre *Phacelobranchus* sont compliquées.

Chez les Ephémères actuels, et aucun autre Insecte ne nous offre pareil phénomène, les cerques et le cercoïde fonctionnent comme branchies sanguines accessoires : la dernière chambre cardiaque se prolonge en effet par trois artères qui pénètrent dans les filaments terminaux, artères que le sang lancé par le cœur parcourt d'avant en arrière pour revenir oxygéné dans l'hémocœle, grâce à des orifices ventraux de ces vaisseaux. Voilà la compensation à la perte des branchies postérieures, et il est probable que cette nouveauté est monogénétique.

Il est curieux de constater qu'à ce point de vue les larves des Ephémères ont subi une évolution jusqu'à un certain point parallèle à celle des Libellules.

Les larves les plus primitives que nous connaissions parmi les Odonates ont les cerques et le cercoïde transformés en branchies trachéennes, mais elles ont encore des branchies trachéennes en cône effilé sur les côtés des huit premiers segments abdominaux. Ce sont celles des *Euphæa* de la tribu des *Epallaginæ*, les plus archaïques des *Calopterygidæ* actuels (HAGEN, 7); dans ces larves, les cerques et le cercoïde ont conservé une forme cylindrique avec l'extrémité effilée et velue.

Toutes les autres larves d'Odonates que nous possédons ont perdu les branchies trachéennes latérales de l'abdomen, et les trois branchies terminales sont devenues lamelleuses (le reste des Zygoptères) ou bien elles ont disparu (les Anisoptères). Chez les Anisoptères, la compensation à la perte des branchies terminales s'est faite par le développement d'une puissante branchie rectale déjà ébauchée d'ailleurs chez *Euphæa*.

Il est intéressant de constater que les larves d'Ephémères se servent de leur rectum à parois fortement musclées comme branchie supplémentaire, en y faisant pénétrer de l'eau, de la même manière que les larves des Anisoptères.

Chez les larves des Ephémères, contrairement à ce que montrent les larves des Libellules, ni la branchie terminale ni la branchie rectale n'ont été suffisantes pour éliminer toutes les branchies latérales. Au contraire, les sept paires subsistant chez les types actuels se sont perfectionnées dans des directions très diverses, et cette complication explique que celles de la 1re ou de la 7e paire, voire de la 2e et de la 3e paires parfois aussi, peuvent se réduire ou même disparaître complètement, quatre paires subsistant au minimum.

Une larve, *Mesoneta*, offrant sept paires de branchies trachéennes simples, a été décrite du jurassique moyen (Dogger) de la Sibérie, et elle a été considérée comme larve de Plectoptère par HANDLIRSCH; c'est là un fait étrange, mais cette larve est singulière : elle a une forme différente de celle des larves d'Ephémères, et elle possède une grosse tête avec d'énormes yeux saillants qui rappelle ce qui existe chez les larves des Libellules; je pense que nous avons affaire à une larve d'Odonate primitif.

3. — Famille PAEDEPHEMERIDÆ.

Le genre *Paedephemera* Handl. du jurassique supérieur (Malm) de Bavière, me paraît devoir constituer une famille spéciale : l'aile inférieure est déjà rapetissée, comme dans les

Ephémères actuels, et l'aile supérieure a pris une forme nettement triangulaire, le champ anal étant même déjà dilaté entre la 1re et la 2e nervures anales; mais l'aile supérieure n'a pas encore complètement la forme de celle des *Ephemeridæ* : il n'y a point d'angle anal marqué, et le bord postérieur est resté régulièrement courbé en arrière, sans présenter cette concavité caractéristique que montre l'aile supérieure des Ephémères les plus archaïques de notre temps. La famille des *Paedephemeridæ* est donc une transition entre celle des *Mesephemeridæ* et celle des *Ephemeridæ*.

Nous n'en connaissons point les larves, à moins qu'il faille considérer comme telles celles que nous avons rapportées hypothétiquement aux *Mesephemeridæ*.

4. — Famille EPHEMERIDÆ.

Cette famille comprend tous les Ephémères de nos jours, à l'exception des genres *Baetisca* et *Prosopistoma* que j'associerai à un fossile de Solenhofen, *Hexagenites*, pour en faire une famille spéciale, celle des *Prosopistomidæ*.

L'on connaît de véritables *Ephemeridæ* de l'ambre oligocène de la Baltique, du miocène du Colorado ou d'Œningen, du tertiaire d'Australie et du quaternaire, mais ces fossiles appartiennent à des genres actuels ou sont mal conservés.

Les larves des *Ephemeridæ* n'ont donc plus que les branchies des sept premiers segments abdominaux au maximum, et ces branchies ne sont point recouvertes par un bouclier mésonotal comme chez les *Prosopistomidæ*; ces larves ont en outre les cerques et le cercoïde fonctionnant comme branchies sanguines.

Il y a deux sortes de larves : les larves rampantes auxquelles se rattachent les larves fouisseuses, et les larves nageuses, dont dérivent les larves plates de Pictet (**13**). Chez les premières, les cerques sont également ciliés de part et d'autre, comme le cercoïde, tandis que, dans les autres, les cerques sont plus fortement ciliés au côté interne qu'au côté externe, et les trois filaments terminaux constituent en principe une nageoire.

Or nous avons vu que ces deux types de larves se retrouvent dans les larves du jurassique supérieur à huit paires de branchies que nous avons attribuées à la famille des *Mesephemeridæ*, alors que nous ne connaissons que des larves rampantes de la famille des *Protereismidæ*. Il semble résulter de ces faits que les larves rampantes sont primitives par rapport aux larves nageuses, mais la question se pose de savoir si

l'adaptation des larves à la natation s'est produite une ou deux fois dans l'évolution, en d'autres termes si nos larves actuelles étaient déjà rampantes ou nageuses lorsqu'elles possédaient encore huit paires de branchies. Il est probable que non, car l'on peut admettre que la réduction du nombre des branchies à sept paires est en rapport avec l'apparition de la branchie sanguine terminale, et c'est là un caractère tellement original qu'il doit être monogénétique. Il faut considérer de plus qu'il y a une parfaite unité dans la constitution des ailes des *Ephemeridæ*, et par conséquent que cette famille ne peut être polygénétique.

L'aile inférieure est réduite, elle peut même disparaître et cela indépendamment dans plusieurs groupes, mais elle a conservé une nervation très uniforme, comparable à celle des *Protereismidæ*. L'aile supérieure est au contraire très modifiée; elle est agrandie et triangulaire, et de plus, il y a eu dilatation de l'espace situé entre la 1^re^ et la 2^e^ anale, en même temps qu'un angle anal se trouve marqué au delà de la 1^re^ anale.

De celle-ci la 2^e^ anale est éloignée, et elle présente une courbure particulière, de même que la 3^e^, qui fait qu'elle n'est plus du tout parallèle à la 1^re^ ni même aux ramifications de celle-ci. Enfin le bord postérieur de l'aile supérieure, au lieu de rester convexe, a pris une forme rectiligne ou même concave, et ce n'est que chez les types où l'aile inférieure a disparu qu'il redevient convexe.

Ces caractères généraux des *Ephemeridæ* établis, voyons comment nous pouvons nous figurer l'évolution de la famille.

Dans son magistral ouvrage sur les Ephémères vivants, Eaton a utilisé pour la classification à la fois les caractères des adultes et les caractères des larves, mais il a cédé le pas aux particularités imaginales. Le savant entomologiste anglais a édifié de cette manière un système linéaire des plus ingénieux dans lequel il a reconnu treize sections qu'il a hiérarchisées en neuf séries, et celles-ci ont été réunies en trois grands groupes. L'on constate cependant qu'il n'y a pas la moindre homogénéité dans les caractères généraux des larves que renferme chacun de ces trois groupes, et que des larves manifestement voisines se trouvent aussi complètement séparées. Cette discordance ne se remarque guère pour les séries, mais elle réapparaît fortement dans deux sections : c'est ainsi que *Jolya* est placé dans la même section que *Polymitarcys*, tout en ayant une larve absolument différente sous tous les rapports; *Oligoneuria* fait partie de la

section renfermant *Palingenia*, bien que les larves de ces deux genres n'aient presque rien de commun et que la larve d'*Oligoneuria* ait tous les caractères fondamentaux et même les particularités originales de la larve de *Jolya*.

Les trois grands groupes d'Eaton sont d'ailleurs tellement artificiels que l'auteur lui-même n'a pu les délimiter strictement et que tous les naturalistes qui ont parlé des Ephémères après lui les ont rejetés en même temps que ses séries; seules les sections ont été intégralement conservées, de sorte qu'actuellement, au moins en Europe, la classification des Ephémères vivants comprend une douzaine de familles non liées entre elles.

Aux Etats-Unis, Needham (**11**) a fait faire de grands progrès à nos connaissances en démontrant que la larve formant le genre *Jolya* est celle du genre *Chirotonetes*, et que la larve attribuée a u genre *Chirotonetes* par Eaton est celle du genre *Ameletus*. Il a rapproché avec raison *Oligoneuria* des *Chirotonetes* et *Siphlurus*.

Ainsi disparaît une anomalie choquante de l'œuvre, d'ailleurs admirable, d'Eaton. Elle provient en somme d'une erreur commise par le Dr E. Joly de Toulouse. Ce dernier avait envoyé au Révérend Eaton un exemplaire en mauvais état de ce qu'il assurait être l'imago de la larve nommée *Jolya Roeseli* qu'il avait découverte; or cet exemplaire était évidemment un *Polymitarcys virgo*. De là toute une série de méprises.

Les auteurs américains, et particulièrement Needham, ont perfectionné la classification des *Ephemeridæ* dont ils ne font qu'une famille; ils divisent celle-ci en trois tribus : les *Ephemerinæ* réunissant au groupe des *Ephemera* et *Polymitarcys*, le genre *Potamanthus*; les *Heptageninæ*, correspondant à la section *Ecdyurus* d'Eaton, avec les larves plates de Pictet; enfin les *Baëtinæ*, comprenant tout le reste et même *Baëtisca*.

C'est évidemment un progrès, mais la tribu des *Baëtinæ* me paraît réunir des éléments disparates, même si l'on en éloigne *Baëtisca*.

Pour découvrir la classification des Ephémères, nous devons utiliser tous les caractères dont nous disposons, aussi bien ceux des larves que ceux des adultes en mettant en harmonie les uns et les autres : lorsque nous constatons un désaccord entre les particularités larvaires et les particularités imaginales, c'est qu'il y a, d'une part ou de l'autre, des caractères de convergence

soit adaptative soit fortuite qui ont été considérés à tort comme ayant une valeur systématique, et il s'agit de rechercher le véritable fil conducteur de la généalogie.

La larve ayant une existence différente de celle de l'imago, peut varier indépendamment de celui-ci; son habitat aquatique devant être considéré comme secondaire, nous pouvons nous attendre à ce que dans certains cas elle ait évolué davantage que l'adulte.

Commençons par envisager les caractères qui, chez l'imago, sont susceptibles de nous aider à établir la classification de la famille.

Il y a des Ephémères possédant cinq articles à tous les tarses, alors que chez le plus grand nombre, aux pattes postérieures et souvent aux pattes intermédiaires, le premier article des tarses est coalescent avec le tibia. A première vue, c'est là un caractère très important, et l'on serait tenté de le prendre comme base pour la division de la famille en deux grandes catégories. Mais l'on arriverait ainsi à un résultat déplorable, en brisant de réelles affinités. En réalité, la coalescence du premier article des tarses, qui peut se produire aussi parfois aux pattes antérieures, est une particularité polygénétique, et elle a dû apparaître par convergence dans divers groupes. Pour s'en convaincre, il suffit de parcourir les planches d'Eaton et son texte d'ailleurs : l'auteur nous avertit lui-même que cette coalescence se manifeste à des degrés très variables. Nous ne retiendrons donc de ce caractère qu'une notion : à savoir que les Ephémères ayant les cinq articles des tarses bien distincts sont primitives par rapport à leurs congénères.

Les trois grandes divisions d'Eaton sont basées non seulement sur la structure des tarses, mais aussi sur la nervation des ailes supérieures, ou plutôt sur un détail de cette nervation : l'écartement ou le rapprochement des racines de la cubitale postérieure et des deux premières anales à la base de l'aile. C'est là une particularité insignifiante, que nous pouvons considérer également comme polygénétique, d'autant plus qu'Eaton reconnaît franchement qu'elle est parfois sans valeur.

Certes, dans chacune des sections d'Eaton la nervation est très homogène, mais de grandes variations dans le détail se montrent souvent, et l'on aurait tort d'accorder beaucoup d'importance à ces différences : c'est ainsi que l'on observe presque partout la présence de deux secteurs intercalaires dans le premier espace anal, sauf dans la section *Siphlurus*, et l'on

pourrait voir dans ce caractère la base de la constitution de deux grands groupes, mais cette absence se constate également dans les *Ephemera* qui appartiennent à une section toute différente.

Plus importants sont les caractères des yeux des mâles, mais ici encore il y a eu des convergences.

L'on sait que chez les mâles des *Ephemeridæ* les yeux sont toujours bien plus gros que chez les femelles, et dans les sections où tous les tarses sont de cinq articles et qui sont par conséquent primitives, les yeux du mâle sont presque contigus et ressemblent à ceux des *Ascalaphus*, en ce sens qu'ils sont divisés en deux parties par un léger sillon. Il y a une région inférieure et externe à facettes petites et semblables à celles des yeux de la femelle, et une région supérieure et interne, beaucoup plus étendue, à facettes plus grandes. Chez d'autres Insectes appartenant à un même groupe, les Longicornes, par exemple, l'on a constaté que les espèces volant au jour ont la cornée divisée en facettes plus petites et plus nombreuses que celles qui prennent leur essor au crépuscule ou pendant la nuit. Le mâle de l'Ephémère semble donc avoir un petit œil diurne et un grand œil nocturne, et cette conclusion est corroborée par l'histologie.

Zimmer (**19**) nous a fait connaître la structure interne des yeux d'un certain nombre d'Ephémères, mais cet auteur me paraît s'être en partie trompé sur la filiation des types qu'il a observés.

L'œil le plus primitif est pour moi celui de *Chirotonetes ignotus* Walk. : il n'est que faiblement ascalaphoïde, ne montrant qu'un léger sillon. La région diurne ne diffère de la région nocturne que par l'agrandissement des ommatidies qui sont plus longues et en même temps plus larges.

Chez *Heptagenia flavipennis* L. Duf. (*Baëtis cerea* Pict., Zimmer), le sillon est resté faible, mais la région nocturne est modifiée dans son pigment qui est devenu moins abondant et moins obscur.

Habrophlebia fusca Curtis (*Potamanthus brunneus* Pict., Zimmer) a l'œil fortement ascalaphoïde, la région nocturne débordant le sillon qui la sépare de la région diurne, et l'opposition entre les deux régions est très prononcée.

Dans le mâle de *Cloëon*, nous avons ces extraordinaires yeux en turban, comme les appelait Réaumur, dans lesquels la région nocturne est complètement séparée de la région diurne

et forme sur la tête une sorte de champignon, de sorte que l'Insecte possède sept yeux, les trois ocelles, les deux yeux nocturnes et les deux yeux diurnes.

Cet œil excessivement ascalaphoïde est encore plus perfectionné : dans le turban, les grandes ommatidies sont notamment éloignées des cônes cristallins par un espace qui constitue un troisième milieu réfringent pour la concentration de la lumière, et les cornéules sont exceptionnellement convexes.

Des yeux aussi compliqués ne se rencontrent que dans une des sections d'Eaton, section d'ailleurs très homogène; ils sont donc, ainsi qu'il fallait s'y attendre, monogénétiques, mais l'on admettra que des yeux simplement fortement ascalaphoïdes puissent s'être produits plusieurs fois dans l'évolution, par accentuation du sillon primitif.

Nous en arrivons à l'œil du mâle d'*Ephemera* que Zimmer considère comme le plus archaïque, parce que sa structure est homogène et parce que dans ce genre, à larve fouisseuse, les yeux du mâle sont écartés comme chez la femelle. Mais cet écartement est évidemment secondaire chez le mâle, et l'œil dérive d'un œil ascalaphoïde. Zimmer ne s'aperçoit pas qu'il le décrit comme ayant les caractères d'un œil nocturne, avec de grandes ommatidies et une réduction du pigment, les cellules rétiniennes n'étant même pigmentées qu'au côté interne, et il y en a même une qui est raccourcie. Si la structure de l'œil est homogène, cela signifie simplement que la région diurne a disparu, soit qu'elle ait pris les caractères de la région nocturne, soit qu'elle ait été éliminée par le rejet de l'œil sur les côtés de la tête.

Les yeux du mâle du genre *Caenis*, qui sont également écartés, seraient constitués d'après Zimmer de la même manière que ceux d'*Ephemera*, mais il n'y a pas de cellule rétinienne raccourcie. Il n'y a donc pas identité, et comme *Caenis* appartient à une section très éloignée d'*Ephemera*, nous devons admettre que nous nous trouvons en présence d'un cas de convergence.

Chez *Polymitarcys virgo* Ol. (*Palingenia virgo* Pict., Zimmer), Insecte voisin d'*Ephemera*, mais supérieur, l'œil du mâle est allé encore plus loin dans l'évolution, tout en étant toujours homogène : les cônes cristallins sont raccourcis et les cornéules sont convexes intérieurement; ce sont ici les ommatidies inférieures qui sont devenues les plus grandes, les yeux, très écartés, étant projetés encore davantage vers le bas. Cette

extraordinaire différence proviendrait d'après ZIMMER vraisemblablement de ce que *Polymitarcys* a peut-être le même mode d'accouplement que les vrais *Palingenia*; chez ceux-ci le mâle, au lieu d'exécuter au crépuscule une danse aérienne pendulaire pour saisir sa femelle par dessous, comme le font les autres Ephémères, s'unit à la femelle lorsque celle-ci est posée sur l'eau. Nous ne connaissons pas la structure interne des yeux des mâles des *Palingenia*, mais ces yeux sont d'aspect homogène, plus grands que ceux de *Polymitarcys*, et moins écartés, tout en faisant une forte saillie vers le bas.

Passons maintenant aux caractères larvaires sur lesquels nous avons un excellent travail dû à A. VAYSSIÈRE (**17**), et les nombreux renseignements que renferme la grande monographie d'EATON.

Nous avons fait déjà allusion plus haut à la distinction à établir entre les larves auxquelles PICTET a appliqué la dénomination de nageuses et les larves dites rampantes : les premières ont les cerques et le cercoïde longuement ciliés, mais les cerques ne le sont que du côté interne, l'animal possédant une nageoire postérieure. Dans les larves rampantes et fouisseuses, les cerques sont ciliés de part et d'autre comme le cercoïde, et les cils sont plutôt courts ou même très courts.

Comme les larves des *Protereismidæ* du permien et du jurassique moyen sont des larves rampantes, de même aussi que celles du genre *Ephemeropsis* du jurassique supérieur, que nous avons attribuées aux *Mesephemeridæ*, nous pourrions admettre que les larves nageuses proviennent des larves rampantes, et nous montrerons que de celles-ci dérivent les larves fouisseuses. Mais nous serons amenés à considérer aussi qu'une larve nageuse peut redevenir rampante en s'adaptant à la vie dans les torrents, car nous ne pouvons pas interpréter autrement les larves plates de PICTET : parmi celles-ci en effet, il en est bon nombre dont les cerques sont inégalement ciliés de part et d'autre, et davantage au côté interne. Alors le problème se pose de savoir si toutes les larves rampantes actuelles ne proviennent pas de larves nageuses, et nous verrons plus loin qu'il est très possible qu'il en soit ainsi, car c'est seulement en partant des types à larves nageuses que nous pouvons rattacher entre eux les divers types d'*Ephemeridæ*.

Quelles que soient leurs allures, les larves peuvent se grouper en deux catégories éthologiques au point de vue de la conformation des appendices buccaux et par conséquent du régime :

il y a les larves que je qualifierai de microphages et les larves carnassières.

Les larves microphages, qui ont une alimentation plutôt omnivore, ont les appendices buccaux très poilus; les mâchoires sont tronquées à l'extrémité et portent sur cette troncature une forte brosse de poils; elles ne sont que faiblement dentées au bout; de plus les paraglosses de la lèvre inférieure l'emportent en général dans leur développement sur les glosses. A cette catégorie appartiennent les larves rampantes, sauf celles des *Ephemerella* et des *Caenis*, les larves fouisseuses, les larves nageuses, sauf celles des *Oniscigaster* et des genres de la section *Baëtis*, enfin les larves plates.

Les larves carnassières (*Ephemerella*, *Caenis*, *Oniscigaster*, *Baëtis*) ont les appendices buccaux bien moins poilus; les mâchoires sont régulièrement courbées à l'extrémité, sans brosse de poils, mais fortement dentées au bout; les paraglosses ne l'emportent pas comme développement sur les glosses.

Nous sommes amenés à considérer que les larves carnassières dérivent de larves microphages, mais qu'elles sont polygénétiques.

Les caractères fournis par les branchies trachéennes sont des plus importants, comme l'a bien compris A. Vayssière; ces organes présentent des complications trop grandes et trop variées pour qu'en cas de similitude nous ne les considérions pas comme trahissant des liens de parenté.

Essayons donc d'établir la généalogie probable des divers organes branchiaux.

Aucun Ephémère actuel n'a conservé des branchies trachéennes aussi primitives que celles des *Phthartus* : nous retrouvons cependant cette structure en lamelle étroite et simple aux premiers âges de la larve de *Cloëon* et d'*Heptagenia*, ainsi que nous l'avons dit plus haut, et nous l'avons encore, par l'effet d'un arrêt de développement, dans les branchies atrophiées du premier segment abdominal chez *Choroterpes*, chez *Ephemerella excrucians*, chez *Tricorythrus* (*Caenis maxima* Joly), chez *Caenis diminuta*, chez *Polymitarcys*.

Toutes les branchies des Ephémères vivants peuvent être ramenées à un seul type fondamental que nous trouvons dans toute sa simplicité, et dans la larve rampante du *Deleatidium Lilliei* Eaton (**6**), décrite par Lillie comme étant celle de l'*Atalophlebia scita* (**10**), et dans la larve nageuse d'*Ameletus*, attribuée à tort par Eaton au genre *Chirotonetes*.

D'une part comme de l'autre, la branchie est une lamelle élargie en feuille avec une trachée pennée. Chez *Deleatidium*, comme chez *Ameletus*, les branchies, au nombre de sept paires, sont insérées latéralement et flottent librement sur les côtés de l'abdomen.

Les modifications que peut subir ce type primitif sont de trois ordres : 1° complication de la lamelle; 2° addition d'accessoires; 3° changement de position.

En ce qui concerne les complications de la lamelle, elles peuvent être de deux ordres :

1° Il y a duplicature de la lamelle par formation d'un repli basilaire dorsal qui superpose une feuille plus petite à la première (larves nageuses de *Siphlurus*, de *Cloëon*), ou bien la lamelle offre une expansion lichéniforme interne (*Onisci-gaster*) ou bien encore elle présente sur ses bords des franges trachéennes (*Caenis*).

2° Il y a division de la lamelle dans un plan transversal, la lamelle devenant bifide; seules des larves rampantes ou fouisseuses offrent cette particularité; nous en voyons le début déjà chez *Deleatidium* dont les branchies de la première paire sont réniformes.

Les branchies bifides se présentent sous leur forme la plus simple dans la larve de *Leptophlebia* où les divisions sont des lamelles allongées et étroites, mais des complications plus grandes viennent se greffer sur ce type simple.

1° Les deux lamelles peuvent s'élargir en feuilles qui conservent une extrémité plus ou moins étroite (*Blasturus*, *Choroterpes*).

2° Sur les bords des lamelles se forment des digitations dans lesquelles s'engagent des trachées, que les lamelles soient restées étroites (*Habrophlebia*) ou qu'elles soient élargies (*Thraulus*).

3° Les deux lamelles, médiocrement élargies, sont bordées de nombreuses franges trachéennes, soit qu'elles continuent à flotter librement sur les côtés de l'abdomen (*Potamanthus*), soit que, tout en conservant leur attache latérale, elles soient ployées de manière à être disposées dorsalement (*Ephemera* et toutes les larves fouisseuses).

Les modifications de la branchie par addition d'accessoires ne se rencontrent que dans les branchies non bifides ; elles consistent en l'existence d'une touffe de tubes trachéens à laquelle la lamelle primitive, restée simple, est superposée. L'apparition de cette houppe doit être polygénétique, car, ainsi

que l'a montré A. VAYSSIÈRE, la structure histologique de la houppe n'est pas toujours la même. Tantôt les cæcums trachéens ne renferment qu'une trachée et portent des boutons d'une nature spéciale (*Chirotonetes* [*Jolyia*], *Oligoneuria*, *Caenis*), tantôt ils montrent au contraire des trachées capillaires et pas de boutons (toutes les larves plates).

Dans le genre *Ephemerella*, en dessous de la lamelle, il y a un processus bifide qui se divise en nombreuses petites lamelles superposées.

En ce qui concerne enfin le changement de position des branchies, nous constatons que de latérales qu'elles sont en principe, elles deviennent dorsales, en ce sens que leur insertion peut être ramenée sur le dos de l'abdomen, dans une échancrure postérieure des tergites. Ce phénomène a dû se présenter plusieurs fois dans l'évolution, car nous le trouvons dans des larves qui appartiennent manifestement à des catégories différentes (*Oniscigaster*, *Ephemerella*, *Caenis*, larve probable de la section *Ametropus*).

Disons encore que, pour ce qui est du nombre des paires de branchies trachéennes, il y a une opposition très nette entre les larves rampantes et fouisseuses d'une part et les larves nageuses et plates de l'autre : chez les premières, ce sont les branchies antérieures qui peuvent disparaître, tandis que dans les autres, ce sont les branchies postérieures.

Munis de ces données comparatives sur l'anatomie des adultes et des larves, nous allons tenter d'établir la généalogie des *Ephemeridæ*.

Ne voulant pas aller au delà de ce qui nous paraît à peu près certain, nous grouperons ces Insectes en cinq sous-familles, les *Siphlurinæ*, les *Heptageniinæ*, les *Leptophlebiinæ*, les *Ephemerinæ* et les *Caeninæ*.
